

粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响

王彦荣¹ 华泽田¹ 陈温福² 代贵金¹ 郝宪彬¹ 王岩¹ 张忠旭¹ 隋国民^{1*}

(¹ 北方杂交粳稻研究中心, 辽宁沈阳 110101; ² 沈阳农业大学, 辽宁沈阳 110161)

摘要 以衰老程度不同的品种为试材,对根系和叶片衰老的生理机制、根系与叶片衰老的关系、根系和叶片衰老对籽粒灌浆结实的影响进行了研究。结果表明:(1)抽穗后根系和叶片 MDA 含量持续上升,而 SOD 活性却先上升然后再持续下降,说明 MDA 含量上升最初并不是由 SOD 活性下降引起的。(2)根系和叶片衰老受 ZRs 和 ABA 平衡关系的调控,ZRs 含量的下降和 ABA 含量的上升加快衰老的进程。但在根系和叶片中调控衰老的平衡关系不同。(3)根系和叶片衰老密切相关,从 MDA 含量的变化看,根系衰老早于叶片,根系衰老引发和加剧了叶片衰老。但根系生理代谢活性的下降并不一定早于叶片。(4)根系和叶片衰老对籽粒灌浆结实具有明显影响,主要降低弱勢粒灌浆,弱勢粒灌浆是影响结实率的主要因素。

关键词 粳稻;根系和叶片衰老;MDA;SOD;内源激素;籽粒灌浆

中图分类号:S511 文献标识码:A

Relation between Root and Leaf Senescence and their Effects on Grainfilling in Japonica Rice

WANG Yan-Rong¹ HUA Ze-Tian¹ CHEN Wen-Fu² DAI Gui-Jin¹ HAO Xian-Bin¹ WANG Yan¹ ZHANG Zhong-Xu¹
SUI Guo-Min¹

(¹ North Japonica Hybrid Rice Research Center, Shenyang, Liaoning 110101; ² Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110161, China)

Abstract The varieties with different senescence degree used as materials, the physiological mechanism of root and leaf senescence, relations between root senescence and leaf senescence and their effects on grainfilling were studied. The results showed that: (1) The MDA content continued increasing, but the SOD activity first rose then declined in root and leaf after heading, which showed that increasing of MDA content was not caused by declining of SOD activity originally. (2) Senescence of root and leaf was regulated by the balance of ZRs and ABA content, but the balance in root was different from that in leaf. Reducing of ZRs content and increasing of ABA content would quicken senescence. (3) Root senescence was closely related to leaf senescence. According the change of MDA content during senescence, it was found that root senesced earlier than leaf, so root senescence initiated and aggravated leaf senescence, but declining of metabolizing activity in root was not always earlier than that in leaf. (4) Root and leaf senescence could affect grainfilling obviously mainly through weakening inferior grain filling, and the inferior grain filling was the main factor affecting seed setting percentage.

Key words Japonica rice; Root and leaf senescence; MDA; SOD; Hormone; Grainfilling

对北方粳稻而言,结实率低和充实度差成为进一步高产的主要限制因素^[1,2]。叶片作为光合作用的主要场所,抽穗后籽粒灌浆所需要的营养物质 60%~80%来自叶片的光合作用,因此目前研究普遍认为功能叶片早衰是影响籽粒灌浆结实的重要因素^[3~5]。根系不仅是水分和养分的主要吸收器官,

而且能合成一些激素类物质^[6~8],根系的生理活性的变化必然与叶片衰老和籽粒灌浆密切相关,而目前关于这方面的研究较少^[9,10]。本文以衰老程度不同的品种为试材,深入探讨根系与叶片衰老的生理机制和二者间的关系及其对籽粒灌浆结实的影响,旨在为从根本上提高结实率,获得高产提供依据。

*基金项目:国家自然科学基金(39870523)和教育部“跨世纪人才培养计划”基金资助项目。

作者简介:王彦荣(1970-),女,博士,辽宁省稻作研究所副研究员。

Received(收稿日期):2002-04-22,Accepted(接受日期):2002-10-22.

1 材料与方法

1.1 材料

选用衰老程度不同的品种 C9083、辽优 3225 和辽粳 294, 在大田条件下进行网袋试验, 土质为沙壤土, 网袋规格 50 cm × 26 cm。早整地耙地后, 将网袋套在圆筒型模具 (内外筒直径分别为 17 cm 和 18 cm, 高分别为 48 cm 和 45 cm) 的内外筒之间, 立在预先挖好的坑中, 然后向筒内装土压实, 之后先取出内筒, 再取出外筒, 网袋按取样点依次布设。4 月 25 日播种, 5 月 25 日插秧, 每袋插单株, 田间管理同大田。在抽穗期之后每隔 12 d 取样一次进行生理测定。取根系时, 首先将根系和网袋整体挖出, 在水中浸泡约 1 h, 使土松软, 然后在水中轻轻抖动网袋, 使根系与土慢慢脱离, 直到能从网袋中轻松拿出根系, 然后在清水中轻轻将根系洗净。灌浆期测定灌浆速率, 成熟期每个品种取 10 穴考种。

1.2 测定技术

叶绿素含量: 测定采用乙醇丙酮法^[11]。

MDA 含量和 SOD 活性: 参照张志良^[12]和刘祖祺^[13]的方法。

根系活力: 采用 -NA 氧化力^[11]。

灌浆速率: 每个品种在抽穗期取大小相近、同期抽穗的稻穗 200 个挂牌, 从挂牌之日起, 每隔 7 d 测定 1 次, 每次取 12 穗, 确定每一穗上的强势粒和弱

势粒各 10 粒, 分别取下烘干称重, 计算灌浆参数^[14]。其中强势粒是穗顶端 3 个一次枝梗上强势粒, 弱势粒是基部 3 个一次枝梗上的二次枝梗上的弱势粒, 每个枝梗上的籽粒强弱顺序为 1、6、5、4、3、2, 酌情选取籽粒。

激素含量测定: 采用酶联免疫法^[15]测定根系和叶片 ZRs (Zeatin riboside group) 和 ABA (Abscisic acid) 含量, 取样时每个品种设 3 次重复, 测定过程中每个样品设 3 次重复。测定过程中操作要熟练而快速, 计算时每个样品 3 次重复中尽量去掉边缘孔数值或差异较大的 1 个数值, 以尽量减小操作造成误差。ZRs 包括 t-Zeatin、t-Zeatin-9-riboside、t-Zeatin-9-glucoside 和 t-Zeatin-9-riboside-5'-monophosphate。

数据处理: 利用唐启义的 DPS 处理系统^[16]。

2 结果与分析

2.1 方差分析

表 1 方差分析结果表明, 各性状不同时期差异均达到显著或极显著水平, 说明抽穗后各性状发生明显变化。同一时期品种间比较, 叶绿素含量在抽穗后 12 d、根系活力主要在始穗期和抽穗后 48 d、叶片和根系 MDA 含量在始穗期、根系 ABA 含量在抽穗后 12 d 内品种间差异不显著, 除此之外, 各性状在其他时期品种间差异均达到显著或极显著水平。

表 1 各性状不同时期和品种间方差分析结果 (F 值和误差)

Table 1 Variance analysis results of different characters among different stages and varieties (F and error)

抽穗后天数 Days after heading	叶绿素含量 Chl content	根系活力 Root vigor	MDA 含量 MDA content		SOD 活性 SOD activity		ZRs 含量 ZRs content		ABA 含量 ABA content	
			叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root
			0	5.192 *	1.018	4.967	3.64	8.355 *	5.855 *	6.656 *
12	4.256	12.213 **	21.456 **	25.742 **	26.515 **	23.136 **	26.329 **	16.932 **	24.347 **	3.767
24	6.287 **	25.631 **	42.929 **	33.936 **	44.692 **	49.325 **	24.771 **	35.472 **	57.875 **	13.678 **
36	12.367 **	18.165 **	57.804 **	37.053 **	56.185 **	42.536 **	24.049 **	38.26 **	49.811 **	10.849 *
48	11.452 **	4.452	41.255 **	22.854 **	29.355 **	9.071 *	12.136 **	18.154 **	35.681 **	8.926 *
时期 Stages	14.353 **	3.659 *	6.923 **	3.558 *	7.734 **	6.006 **	6.232 **	5.703 **	7.248 **	4.404 **
误差 (个单位) Error (units)	0.18	9.04	2.99	2.72	18.56	18.72	49.46	50.24	18.12	16.55

2.2 抽穗后剑叶叶绿素含量和根系活力的变化

从图 1 可以看出, 抽穗后剑叶叶绿素含量呈下降趋势, 但各品种下降快慢不同。C9083 下降较早

且较快, 抽穗 12 d 后下降速度明显加大, 辽优 3225 则在抽穗 24 d 下降加快; 辽粳 294 在抽穗 36 d 后下降才明显加快, 且幅度最小。抽穗后 24 d 三者分别

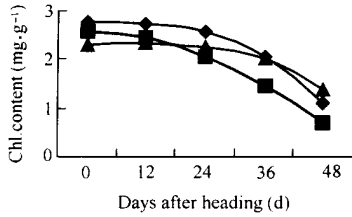


图1 叶绿素含量的变化

Fig. 1 The change of chl. content

比始穗期下降 20.62%、7.25%、2.58%，抽穗后 36 d 分别下降 43.58%、25%和 13.36%。由于叶绿素含量下降是衡量叶片衰老的重要生理指标^[17,18]，以上分析结果表明，3 个品种叶片衰老程度不同，辽优 3225 和 C9083 存在明显的早衰现象。

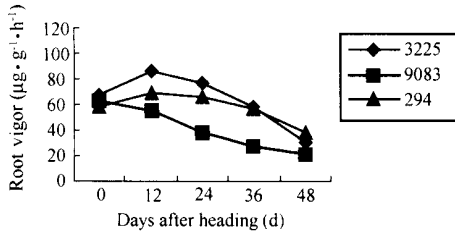


图2 根系活力的变化

Fig. 2 The change of root vigor

根系活力是根系功能的重要标志。3 个品种抽穗后根系活力的变化明显不同(图 2)，其中 C9083 表现持续下降的趋势，而辽优 3225 和辽粳 294 抽穗后首先上升，抽穗 12 d 后才下降。C9083 的下降最大，辽粳 294 最小，表明 C9083 根系功能衰退较早，而辽粳 294 较晚。

2.3 抽穗后剑叶和根系 MDA 含量的变化

丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的产物。从图 3、图 4 发现，抽穗后叶片和根系 MDA 含量持续上升，各品种上升的快慢不同，叶片和根系都以 C9083 的 MDA 含量最高、上升最快，辽粳 294 最低、最慢。并

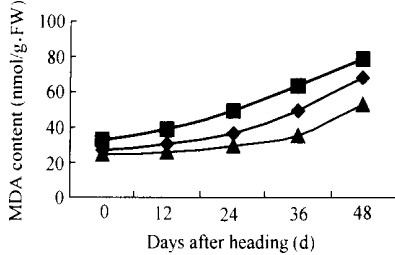


图3 叶片 MDA 含量的变化

Fig. 3 The change of MDA content in leaf

且前期上升较慢、后期加快。

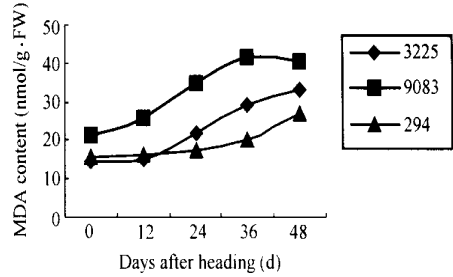


图4 根系 MDA 含量的变化

Fig. 4 The change of MDA content in root

叶片和根系相比，二者 MDA 绝对含量水平不同，叶片较高。从二者的变化趋势看，根系 MDA 含量上升幅度较大，尤其在 C9083 和辽优 3225 上表现更明显，而辽粳 294 叶片和根系的变化趋势比较接近。为了便于分析，表 2 对叶片和根系 MDA 含量进行规格化处理(即分别将叶片和根系 MDA 含量的每一个值减去该组数据中的最小值，再除以极差)，进一步定量表明 C9083 根系 MDA 含量较叶片高，且上升较快；辽优 3225 虽然前期根系 MDA 含量较低，但后期出现大幅度上升较叶片早，且含量较高；辽粳 294 叶片和根系 MDA 含量和上升幅度相当。

表2 MDA 含量规格化数值

品种 Varieties	性状 Traits	抽穗后天数 Days after heading (d)				
		0	12	24	36	42
3225	叶	0.05	0.11	0.28	0.61	1.06
	根	0.00	0.02	0.40	0.78	1.00
9083	叶	0.15	0.26	0.53	0.84	1.17
	根	0.24	0.42	0.99	1.32	1.28
294	叶	0.00	0.02	0.15	0.36	1.00
	根	0.04	0.06	0.21	0.48	1.04

2.4 抽穗后剑叶和根系 SOD 活性的变化

SOD 是生物防御活性氧毒害的关键性保护酶，具有清除自由基的作用，对于维持细胞膜的结构和功能具有重要的作用。测定结果表明(图 5、6)，与根系相比，叶片的 SOD 活性较高。抽穗后叶片和根系 SOD 活性的变化因品种而异，C9083 抽穗后叶片和根系 SOD 活性含量一直最低，并且持续下降，根系前期快速下降，但后期下降减慢；辽优 3225 和辽粳 294 在抽穗后 12 d 内，叶片和根系的 SOD 活性呈现上升趋势或基本保持不变，辽优 3225 上升比较明显，并且以根系上升幅度较大；抽穗 12 d 后，各品种

叶片和根系 SOD 活性下降, 辽优 3225 下降较快, 辽粳 294 前期变化平缓, 抽穗约 36 d 后下降加快。

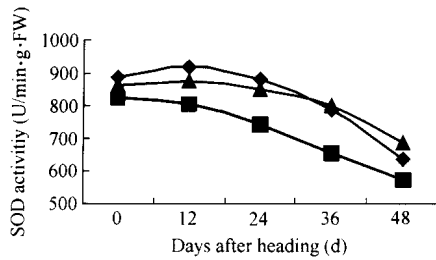


图 5 叶片 SOD 活性的变化

Fig. 5 The change of SOD activity in leaf

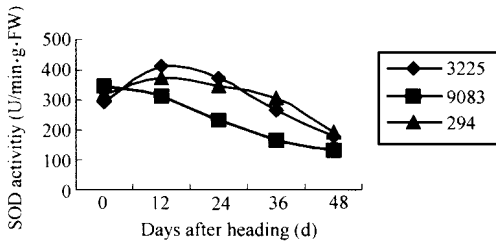


图 6 根系 SOD 活性的变化

Fig. 6 The change of SOD activity in root

2.5 抽穗后剑叶 ZRs 和 ABA 含量的变化

表 3 表明, 抽穗后叶片 ZRs 和 ABA 含量表现出相反的变化趋势, ZRs 持续降低, ABA 则持续升高, 且不同品种变化快慢不同。C9083 的 ZRs 含量一直最低, ABA 含量一直最高, 下降或上升幅度最大; 辽粳 294 相反; 辽优 3225 居中, 且前期变化较慢, 后期变化较快。抽穗后 12 d 三者 ZRs 含量分别降低 76.8、39.1 和 24.3, ABA 含量上升 61.5、34.8 和 13.4。可见衰老越严重的品种, ZRs 和 ABA 变化幅度越大。

2.6 抽穗后根系 ZRs 和 ABA 含量的变化

与叶片相比, 根系 ZRs 含量较高, 但 ABA 含量却较低。各品种根系 ZRs 变化趋势不同, 辽优 3225 和辽粳 294 抽穗后首先上升, 抽穗 12 d 后开始下降。

表 3 叶片 ZRs 和 ABA 含量的变化 (fmol/g ·FW)

Table 3 The change of ZRs and ABA content in leaf

性状	品种	抽穗后天数 Days after heading (d)				
		0	12	24	36	48
ZRs	3225	645.8	606.7	522.4	323.9	147.7
	9083	439.9	363.1	245.3	149.0	75.0
	294	566.7	542.5	495.2	397.6	175.1
ABA	3225	190.8	225.6	296.1	442.8	554.3
	9083	275.3	336.8	433.8	537.2	623.9
	294	173.8	187.2	226.9	312.7	465.8

始穗期辽优 3225 的 ZRs 含量最高, 但由于下降较快, 后期以辽粳 294 最高。C9083 抽穗后持续下降, 并且含量一直最低, 下降最快。

抽穗后各品种根系 ABA 含量持续升高, C9083 含量最高, 上升最快; 辽优 3225 始穗期含量最低, 抽穗 12 d 后大幅度上升; 辽粳 294 前期上升一直较慢, 抽穗 24 d 后才有所加快, 后期含量最低。

表 4 根系 ZRs 和 ABA 含量的变化 (fmol/g ·FW)

Table 4 The change of ZRs and ABA content in root

性状	品种	抽穗后天数 Days after heading (d)				
		0	12	24	36	48
ZRs	3225	731.6	849.9	751.9	546.9	254.6
	9083	542.8	611.9	432.1	234.4	117.9
	294	665.2	708.2	676.2	587.0	329.8
ABA	3225	66.9	75.5	90.2	122.6	157.7
	9083	96.6	112.4	144.7	167.2	182.3
	294	76.4	78.3	84.6	101.7	134.3

2.7 不同品种籽粒灌浆比较

表 5 不同品种籽粒灌浆参数

Table 5 The grain filling parameters of different varieties

粒级	品种	W_0	V_{max}	$t-V_{max}$	T	C
Grain type		(mg · grain ⁻¹)	(mg grain ⁻¹ · d ⁻¹)	(d)	(d)	(g · grain ⁻¹ · d ⁻¹)
强势粒	3225	1.304	1.983	10.9	30.0	0.908
	9083	1.119	1.693	13.1	34.9	0.767
	294	1.019	1.895	10.8	28.8	0.858
F 值		1.74	5.56 *	3.85	6.03 *	1.43
弱势粒	3225	0.54	0.752	24.9	61.5	0.328
	9083	0.313	0.454	30.5	72.9	0.195
	294	0.772	1.128	18.4	46.9	0.501
F 值		2.59	19.76 **	24.09 **	87.75 **	7.71 *

表 5 中 W_0 、 V_{max} 、 $t-V_{max}$ 、 T 和 C 分别表示起始灌浆量、最大灌浆速率、达到最大灌浆速率达到的时间、有效灌浆时间和平均灌浆速率。从图 7 和图 8 和表 5 发现, 各品种间强势粒灌浆参数中只有最大灌浆速率和有效灌浆时间差异较大, 其余差异均不显著。辽优 3225 和辽粳 294 的最大灌浆速率接近 2 个单位, 有效灌浆时间在 30 d 以内; C9083 的最大灌浆速率约 1.5 个单位, 有效灌浆时间约 35 d。

各品种间弱势粒灌浆差异较大, 除起始灌浆量外, 其他灌浆参数品种间差异均达到显著或极显著

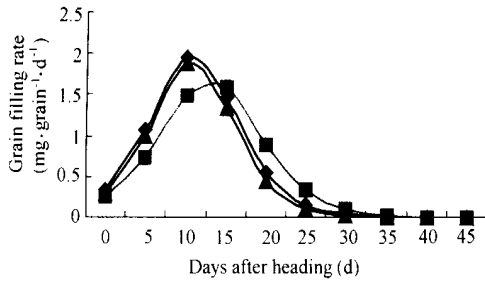


图7 强势粒灌浆速率比较

Fig. 7 Comparison of superior grain filling rate

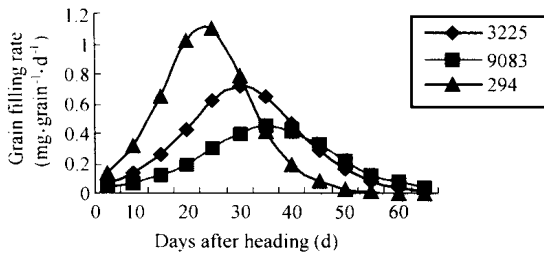


图8 弱势粒灌浆速率比较

Fig. 8 Comparison of inferior grain filling rate

水平。辽粳 294 灌浆最快, 18 d 左右即达到最大灌浆速率, 为 1.1 个单位以上, 有效灌浆时间约 45 d; 辽优 3225 居中; C9083 灌浆最慢, 最大灌浆速率不足 0.5 个单位, 达到最大灌浆速率的时间最少需 30 d; 辽优 3225 和 C9083 的有效灌浆时间均在 60 d 以上。

以上说明 3 个品种籽粒灌浆的差异主要在于弱势粒, 根系和叶片衰老主要影响弱势粒灌浆, 使弱势粒灌浆减弱, 有效灌浆时间延长。由于北方晚秋寒流来临较早, 此时夜温一般在 12℃ 以下, 弱势粒灌浆受阻, 必然导致粒率增大, 结实率降低。实际上辽优 3225、C9083 和辽粳 294 的结实率分别为 79.6%、65.4% 和 95.8%, 进一步证明弱势粒灌浆的差异是影响结实率的重要因素。

3 讨论

3.1 根系和叶片衰老的生理机制

目前关于叶片衰老的研究较多, 且普遍认为由于 SOD 活性下降, 防御性保护酶系统遭到破坏, 清除自由基的能力减弱, 从而引起自由基的积累, 过量的自由基引发和加剧了膜脂过氧化作用, 细胞的结构和功能遭到破坏而引起衰老^[19~23]。但关于根系衰老的研究较少^[14]。本文对根系和叶片衰老进行了平行研究, 结果表明抽穗后随着根系和叶片衰老,

MDA 含量上升, SOD 活性下降, 且衰老越重的品种, MDA 含量越高、上升越快, 而 SOD 活性越低、下降越快。这进一步证实了根系和叶片衰老是由 SOD 活性下降和膜脂过氧化作用增强引起的。但从 MDA 含量和 SOD 活性的变化趋势看, 在抽穗始期 MDA 含量上升或基本保持不变, 而 SOD 活性在一些品种中并未下降却表现短暂上升的趋势, 推测这可能是品种的抗性反应, 初始衰老信号能在一定程度上诱发 SOD 活性增强, 出现适应性延缓衰老的趋势, 当然这只是一中推测, 具体原因有待进一步研究。

目前关于叶片衰老的机制提出了各种假说^[19], 其中包括光碳失衡说和营养胁迫说。光碳失衡说认为由于光合机能衰退, 如光合速率、RuBP 羧化酶活性和叶绿素含量的降低, 从而打破能量的供求平衡, 光合碳循环遭到破坏, 引起多种自由基产生, 过量的自由基引发和加剧膜脂过氧化作用而引起衰老, 光碳失衡说并不能解释衰老的起因; 营养胁迫说认为叶片衰老是由于个体进入生殖生长阶段后, 生殖器官对营养物质的需求加大, 造成同化源叶片的营养胁迫, 功能降低而衰老。结合光碳失衡说和营养胁迫说, 可以认为根系和叶片衰老是由于抽穗后植株进入快速灌浆期, 根系和叶片作为两个主要的源器官, 进入旺盛代谢期。但由于此时营养物质主要运往籽粒, 叶片和根系受到营养胁迫。由于旺盛代谢和营养胁迫的矛盾使光合碳循环遭到破坏, 能量代谢失调, 产生自由基, 自由基的量超出防御性保护酶系统的清除能力, 过量自由基引发膜脂过氧化作用, MDA 含量增加, 本研究中抽穗后根系和叶片中 MDA 含量持续增加证实了这一点。由于膜脂过氧化作用对细胞的直接破坏及其产物 MDA 的毒害作用, 防御性保护酶系统遭到破坏, SOD 活性下降, 清除自由基的能力减弱, 自由基大量积累, 膜脂过氧化作用加剧, MDA 含量剧增, 细胞的结构和功能遭到严重破坏, 引发了叶片和根系的衰老。本文中 SOD 活性下降与 MDA 含量大幅度上升基本同步, SOD 活性下降加剧了膜脂过氧化作用。但始穗期 MDA 含量持续上升或基本保持不变, 而 SOD 活性并未持续下降, 却出现短暂上升, 可见自由基产生和膜脂过氧化作用的起因并不是 SOD 活性下降, 而是营养胁迫造成能量代谢不平衡。如果一定要说是由于保护酶系统遭到破坏, 清除自由基能力减弱, 才引起自由基过量, 那么也是由除 SOD 以外的其他防御性保护酶, 如过氧化氢酶、过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶

等活性首先下降引起的,而不是由 SOD 引起的。当然这些只是基于前人的假说以及本研究的有限数据所做的推测,其合理性还有待证实。

另外本研究中发现,在根系和叶片衰老过程中,伴随着 ZRs 含量的下降和 ABA 含量的上升,且衰老越重的品种 ZRs 和 ABA 下降和上升的幅度越大,推断 ZRs 和 ABA 含量对根系和叶片衰老具有重要的调控作用,进一步证实了激素平衡假说^[19]的正确性。另外据沈波等^[6]的研究,水稻根细胞分裂素的浓度随生育进程而下降,并且下降的主导因素是 ZRs。因此可以说细胞分裂素中对衰老起调控作用的主要成分是 ZRs,ZRs 和 ABA 的平衡关系调控根系和叶片的衰老。本研究中还发现,根系和叶片中 ZRs 和 ABA 的含量水平不同,调控根系和叶片衰老的平衡关系也不同。

3.2 根系与叶片衰老的关系

叶片生长发育和光合作用所需要的无机养分全部是由根系提供的,同时与衰老密切相关的 CTK 主要在根系中合成。因此叶片的功能必然受根系生理代谢活性的影响。本研究表明,抽穗后根系和叶片在叶绿素含量和根系活力以及 MDA 含量、SOD 活性、ZRs 和 ABA 含量上都呈现相似的变化趋势,根系与叶片衰老密切相关、相互影响;叶片衰老较重的品种,根系衰老也较重,即根系与叶片的衰老是互动的。

关于根系与叶片衰老的因果关系,吉田(1962)在研究水稻地上部和根系发育的关系时指出:作为器官而言,根比茎叶老化得快。吴岳轩^[24]在研究根系和叶片代谢活性在整个生育期的进程中也得出,根系代谢活性的衰退先于叶片,两者存在至少一个生育期的偏差。本文从根系和叶片 MDA 含量变化的对比看,活秆成熟品种根系和叶片衰老基本同步,而早衰品种根系 MDA 含量首先大幅度上升,由根系的衰老引发和加剧了叶片的衰老。这与吉田和吴岳轩的结果比较一致。但从抽穗后根系和叶片的代谢活性变化看,叶片叶绿素含量、SOD 活性持续下降,而根系活力和根系 SOD 活性却首先上升然后再下降,可见根系代谢活性的下降并不一定早于叶片,甚至偏晚,这与吴岳轩的结论又有所不同。抽穗后根系出现的短暂的代谢高峰,可能是由于上层根的大量形成,此时是上层根的主要功能期,因此上层根对于籽粒灌浆具有重要作用。关于根系和叶片代谢及衰老间的关系有待于进一步研究。

3.3 根系和叶片早衰对籽粒灌浆结实的影响

籽粒灌浆所需要的水分和养分主要来自根系和叶片,因此根系和叶片早衰必然影响籽粒的灌浆结实。本研究结果表明早衰程度不同的品种籽粒灌浆存在明显差异,并且主要是弱势粒间的差异,早衰越重的品种其弱势粒的灌浆速率越低,灌浆时间越长,由此可见根系和叶片早衰主要影响弱势粒的灌浆,同时弱势粒的灌浆是影响结实率的主要因素。对于北方稻区,籽粒灌浆充实不良的重要原因在于根系和叶片的早衰,导致弱势粒灌浆减慢,有效灌浆时间延长达 60 d 甚至 70 d。加之晚秋寒流来临早,严重阻碍了弱势粒灌浆,使空秕率增加,结实率降低。因此延缓抽穗后根系和叶片的衰老进程,保持后期较高根系活力和叶片功能,有助于从根本上解决结实率低的问题。

References

- [1] Hua Z-T(华泽田), Wang Y-R(王彦荣), Wang Y(王岩). On problems in japonica rice breeding of Liaoning province. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 2000, 16(2): 1—4
- [2] Zhang S-Y(张三元), Li C(李彻), Shi Y-H(石玉海). Study on super-high breeding of rice in Jilin province. *Jilin Agricultural Science* (吉林农业科学), 1999, 24(1): 4—7
- [3] Yang J-C(杨建昌), Su B-L(苏宝琳), Wang Z-Q(王志琴), Zu Q-S(朱庆森). Study on characteristics and physiology of grain filling in intersubspecific hybrid rice. *Sci Agr Sin* (中国农业科学), 1998, 31(1): 7—14
- [4] Wang Z-Q(王志琴), Yang J-C(杨建昌), Zhu Q-S(朱庆森), Zhang Z-J(张祖建), Lang Y-Z(郎有忠), Wang X-M(王学明). Reasons for poor grain plumpness in intersubspecific hybrid rice. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 24(6): 782—787
- [5] Xu Q-S(徐秋生), Li Z-W(李卓吾). Studies on the filling characteristics and the plumpness of grains in inter-subspecific hybrid rice. *Hybrid Rice* (杂交水稻), 1992(4): 26—29
- [6] Shen B(沈波). Cytokinins from root of intersubspecies of hybrid rice. <http://www.chinariceinfo.com/ref/treatise/doctor/shenbo/xbfls.htm>
- [7] Tian X-L(田晓莉), Yang P-Z(杨培珠), He Z-P(何钟佩), Li P-M(李丕明). Changes of endogenous hormones in root exudates and leaf of cotton and the relation between root and growing stem. *Journal of China Agricultural University* (中国农业大学学报), 1999, 4(5): 92—97
- [8] Xiao K(肖凯), Wang D-W(王殿武), Zhang R-X(张荣铤), Fang M(方敏). Studies on effects of different organs of plant and plant hormones on leaf senescing. *Foreign Agricultural Science-Rain Fed Crops* (国外农学—杂粮作物), 1993(6): 46—47
- [9] Wang Y-L(王余龙), Cai J-Z(蔡建中), He J-S(何杰升), Chen L(陈林), Xu J-K(徐家宽), Bian Y(卞悦). Relationship between SRA and the rate of grain filling. *Acta Agron Sin* (作物学报),

- 1992,18(2):81—88
- [10] Yue S-S(岳寿松). Study on senescence of flag and root in wheat. *Acta Agron Sin*(作物学报),1996,22(1):55—58
- [11] Zhang X-Z(张宪政), Chen F-Y(陈凤玉). *Experimental Technology of Plant Physiology*(植物生理学实验技术). Liaoning Scientific and Technical Publishers. 1994
- [12] Zhang Z-L(张志良). *Experimental Technology of Plant Physiology*(植物生理学实验指导), Higher Educational Publishers. 1990, 70—77,154
- [13] Liu Z-Q(刘祖祺), Zhang S-C(张石诚). *Plant Physiology of Resistance*(植物抗性生理学). China Agriculture Press. 1995,375—377
- [14] Zhang X-Z(张宪政). *Research Methods of Crop Physiology*(作物生理研究法). Beijing: China Agriculture Press. 1990
- [15] Handbook for explaining how to mensurating ABA and ZRs in immunor assay of Nanjing Agricultural University. 1995
- [16] Tang Q-Y(唐启义), Feng G-M(冯明光). *Applied Stat. Analysis and Computer Disposal System*(实用统计分析及其计算机处理平台). Beijing: China Agriculture Press. 1997
- [17] Lu D-Z(陆定志). Leaf senescence and regulation to it. *Progress in Plant Physiology and Biochemistry*(植物生理生化进展),1983, 20—52
- [18] Liu D-H(刘道宏). Senescence of plant leaf. *Plant Physiology Com-munications*(植物生理学通讯),1983(2):14—19
- [19] Wei D-Z(魏道智), Dai X-B(戴新宾), Xu X-M(许晓明). Several hypotheses on the machanism of the plant leaf senescence. *Guihaia*(广西植物),1998,18(1):89—96
- [20] Mölich H,Der Lebensdauer der pfeanze. In: *The Longevity of plants*. Translated and Published by H. Fulling New York,1978,1938
- [21] Duan J(段俊), Liang C-Y(梁承邨), Huang Y-W(黄毓文). Studies on leaf senescence of hybrid rice at flowering and grain formation stage. *Acta Phytophysiological Sinica*(植物生理学报),1997,23(2):139—144
- [22] Lin Z-F(林植芳), Li S-S(李双顺), Sun G-C(孙谷畴). Relation between leaf senescence and superoxide dismutase and peroxidation of membrane lipid in rice. *Acta Botanica Sinica*(植物学报),1984,26(6):605—610
- [23] Xiao K(肖凯), Wang D-W(王殿武), Zhang R-X(张荣铤), Fang M(方敏). Study on the physiological changes in leaf senescing of wheat. *Foreign Agricultural Science-Wheat Crops*(国外农学—麦类作物),1994(1):46—48
- [24] Wu Y-X(吴岳轩), Wu Z-Q(吴振球). A study on the correlation between root metabolic activity and leaf senescing process of hybrid rice. *Hybrid Rice*(杂交水稻),1992(3):23—29

欢迎订阅 2004 年《植物遗传资源学报》

《植物遗传资源学报》是中国农业科学院作物品种资源研究所和中国农学会遗传资源分会联合主办的学术期刊,由中国工程院院士董玉琛担任主编,2000年创刊,2003年公开发行。国内刊号:CN 11-4996/S,国际标准刊号:ISSN 1672-1810。

报道内容:大田作物、园艺作物、观赏植物、林用植物、草类植物、药用植物及其他一切经济植物的有关遗传资源研究结果和高水平综述或评论。诸如种质资源的考察、收集、保存、评价、利用、创新、信息学、管理学等;以及起源、演化、分类等系统学;基因发掘、鉴定、克隆、基因文库建立、遗传多样性研究等。介绍研究成果和学科进展,进行学术交流,提供可供遗传育种和农业生产利用的优异资源以及国外有关研究信息。

读者对象:从事植物遗传资源科学研究以及相关学科的科技人员、各有关大专院校的师生、农业行政和推广人员。季刊,大16开本,96页。每期10元,全年40元。各地邮局发行,邮发代号:82-643。本刊编辑部常年办理订阅手续,如需邮挂每期另加2元。

地址:北京中关村南大街12号作物科学研究所《植物遗传资源学报》编辑部(100081)。联系电话:010-62186657,010-62180279(传真)。